

Parq. 1970

Orsay

Série A, N°

N° D'ordre :

696

CORRELATIONS INTERVENANT DANS LA MORPHOGENESE DE
L'APPAREIL SOUTERRAIN DU CACAOYER (THEOBROMA CACAO L.)

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie la Thèse de Doctorat ès-Sciences Naturelles
enregistrée au C.N.R.S. sous le numéro :

A.O.4739

DYANAT-NEJAD Hassan

soutenue le 25 septembre 1970 à la Faculté des Sciences d'Orsay

devant le Jury

MM. NOZERAN

Président

CHAMPAGNAT)

LIORET) Examineurs

NEVILLE)

Orsay

Série A, N°

N° D'ordre :

696

CORRELATIONS INTERVENANT DANS LA MORPHOGENESE DE
L'APPAREIL SOUTERRAIN DU CACAOYER (THEOBROMA CACAO L.)

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie la Thèse de Doctorat ès-Sciences Naturelles
enregistrée au C.N.R.S. sous le numéro :

A.O.4739

DYANAT-NEJAD Hassan

soutenue le 25 septembre 1970 à la Faculté des Sciences d'Orsay
devant le Jury

MM. NOZERAN

Président

CHAMPAGNAT)

LIORET) Examineurs

NEVILLE)

OTRY
SÉRIE A. N°
N° D'ORDRE :
N°

CORRELATIONS INTERVENANT DANS LA MORPHOGENÈSE DE
L'APPAREIL SOUTERRAIN DU CACAOYER (THEOBROMA CACAO L.)

ARTICLE PRINCIPAL

présenté en partie la Thèse de Doctorat en Sciences Naturelles
présentée au C.N.R.S. sous le numéro :



HYMAT-REND HESSEN

soumise le 2 septembre 1970 à la Faculté des Sciences d'Orsay
devant le jury

M. M. NOËL
CHAMPAGNAT)
JORET)
REVILLE)

Au seuil de cet exposé, c'est pour moi un très agréable devoir d'exprimer ma reconnaissance et ma gratitude à toutes les personnes qui, à des titres divers, ont contribué à faciliter ma tâche et à la mener à bien.

A Monsieur le Professeur CHOUARD qui m'a reçu en France et m'a guidé auprès de Monsieur le Professeur NOZERAN.

A Monsieur le Professeur NOZERAN qui m'a fait le grand honneur de m'accepter dans son laboratoire et qui a bien voulu me confier un travail de recherche. C'est avec une émotion véritable que je le remercie pour son enseignement et ses conseils qui m'ont beaucoup apporté. Sa très grande bienveillance m'a été extrêmement précieuse.

A monsieur le Professeur CHAMPAGNAT qui a accepté d'être mon parrain au C.N.R.S. et a bien voulu être Rapporteur du Jury de thèse. Ses conseils et ses encouragements m'ont été particulièrement précieux.

A Monsieur le Professeur LIORET qui, malgré ses multiples charges, a bien voulu participer à ce Jury de thèse.

A Monsieur NEVILLE, Docteur ès-Sciences, à qui je dois beaucoup. Il m'a tout particulièrement fait partager ses connaissances, principalement, au cours de mes recherches et m'a encouragé depuis les premiers jours de mon arrivée, me guidant sans relâche.

A Monsieur le Professeur MANGENOT qui m'a toujours encouragé avec bienveillance.

A Monsieur le Directeur Général du Centre National de la Recherche Scientifique, ainsi qu'aux Membres de la Commission de Biologie végétale, qui, en m'attribuant le grade d'attaché de recherche, m'ont facilité la poursuite de ce travail.

A Monsieur COSTE, Directeur Général de l' I.F.C.C., ainsi qu'à Monsieur LIABOEUF, Directeur de la station de Nkoémvone et à Monsieur LOTODE, son adjoint qui ont eu l'obligeance de me faire parvenir plusieurs envois de cabosses.

A Monsieur le Professeur DEMARLY et à Monsieur LÜCK, Maître de recherche au C.N.R.S., pour leurs conseils concernant l'analyse statistique des résultats.

A Mademoiselle BANCILHON, Docteur ès-Sciences, pour l'aide précieuse qu'elle m'a prodiguée au cours de mes études au laboratoire.

A Mademoiselle DELAY, Maître de Recherche au C.N.R.S., pour la gentillesse avec laquelle elle a mis à ma disposition le personnel de son laboratoire.

A Madame LACOTTE pour l'aide efficace et dévouée qu'elle m'a apportée.

A tous ceux qui, par leur aide ou leurs conseils, m'ont permis de réaliser ce travail et tout spécialement : Mesdames DEFOUG, GARNIER, GOLDSTEIN, NEVEU, PORTIGLIATTI, Mademoiselle RAYER et M M. AVERBUCH, BENOIT, CHAVANNE, CORDEAU, FAVRE, FROGER, PIQUEPAILLE, RICHARD et ROMENS .

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements aux personnalités Iraniennes pour leurs précieux enseignements et pour m'avoir encouragé à poursuivre mes recherches en France , particulièrement

A Monsieur le Directeur, aux professeurs et au personnel de l'Ecole Normale Supérieure de Téhéran.

A Monsieur le D^r A. CHEÏBANI, Professeur à l' Université de Téhéran.

A Monsieur le D^r H. GOLE-GOLABE, Professeur honoraire à l'Université de Téhéran.

A Monsieur le D^r A. GHARIBE, Professeur à l'Ecole Normale Supérieure de Téhéran.

J'adresse, enfin mes remerciements aux Gouvernements de la France et de l'Iran pour les facilités qu'ils m'ont accordées.

ARTICLE PRINCIPAL

Sommaire

- I._ Introduction. P. 1
- II._ Matériel et techniques. P. 2
- III._ Résultats expérimentaux. P. 3
 - A._ Allongement de l'hypocotyle-radicule. P. 4
 - B._ Développement des racines latérales. P. 5
 - 1) Initiation et croissance des racines latérales. P. 6
 - 2) Déterminisme du polymorphisme radical. P. 7
 - C._ Variation du nombre de faisceaux dans la racine principale et les racines latérales. P. 11
 - D._ Conclusions. P. 14
- IV._ Bibliographie. P. 16

INTRODUCTION.-

Dans le domaine de la morphogenèse végétale, un type d'investigation a fourni de nombreuses informations tant à l'échelle cellulaire, qu'à celle de l'individu. Il s'agit de l'étude des corrélations entre les différentes parties d'une cellule (BRACHET et LANG, 1965) ou d'un individu (NOZERAN, BANCILHON et NEVILLE, 1969) en évitant l'introduction de facteurs étrangers qui perturbent le processus normal de développement.

En ce qui concerne les végétaux supérieurs, ce type de recherche a progressé surtout sur la partie aérienne qui est plus accessible à l'expérimentation que la partie souterraine. On connaît maintenant le rôle du méristème principal sur ses productions latérales, tant chez la tige (BANCILHON, 1965) que chez la feuille composée (NEVILLE, 1964).

Par contre, nos connaissances sur les corrélations intervenant dans l'appareil souterrain sont plus limitées (CHAMPAGNAT et THEALLIER, 1954 ; CHARRIER, 1969). A ce propos, beaucoup de recherches portent sur le comportement des organes déjà formés (LARSEN, 1962 ; RUFELT, 1962).

Le présent texte est un résumé synthétique des principales données et conclusions résultant de notre contribution à la connaissance de diverses corrélations jouant un rôle dans la morphogenèse de l'appareil souterrain. Outre son caractère théorique, qui doit permettre une meilleure compréhension de la dynamique de la formation et du développement d'un organe, une telle étude est peut-être aussi susceptible d'apporter des solutions pratiques à l'amélioration de végétaux ayant un intérêt agronomique (NOZERAN, 1968 ; DYANAT-NEJAD, 1970 d).

.../...

II.- MATERIEL ET TECHNIQUES

Le Cacaoyer, Theobroma cacao L., (Sterculiacée) est une plante originaire d'Amérique dont il existe, dans les cultures actuelles, de très nombreuses variétés (BRAUDEAU, 1969).

Tout notre travail porte sur de jeunes plantes issues des graines formées par un clone (SNK 64) du groupe Forastero, sélectionné à la station de Nkoémvone au Cameroun.

Il faut souligner que, malgré la nature fortement hétérozygote de cette espèce due à l'allogamie, les caractères concernant les premiers stades du développement montrent une assez grande uniformité, ce qui a rendu possible notre étude expérimentale.

La graine est constituée par une enveloppe tégumentaire mince, qui renferme un embryon très développé. Celui-ci est composé d'un axe, l'hypocotyle-radicule, vers le sommet duquel sont insérés deux gros cotylédons. L'épicotyle est très réduit et porte seulement deux ébauches foliaires.

L'hypocotyle-radicule mesure environ 7mm. L'étude anatomique montre que sa moitié supérieure constitue l'hypocotyle et sa moitié inférieure correspond à la radicule ou portion prégerminative de la racine principale.

Après la germination, très rapidement, l'appareil souterrain préfigure l'organisation observée chez l'adulte. En effet, on observe une racine principale orthotrope à croissance rapide qui porte des racines latérales plagiotropes à croissance plus lente. Ces dernières forment à leur tour des radicules agéotropes de 3ème ordre.

Pour suivre le destin des différentes parties de l'hypocotyle-radicule, des marques colorées indélébiles ont été faites le jour du semis tous les millimètres. Des intervalles, numérotés de

1 à 7, à partir du sommet de la radicule, sont ainsi définis.

Pour effectuer des marquages internes ou interrompre certains trajets histologiques, des fils de nylon très fins ont été introduits transversalement à différents niveaux de l'hypocotyle-radicule.

Différents isolements, ablations ou incisions ont été réalisés pour étudier les corrélations entre organes ou parties d'organe.

Ces différents traitements ont parfois été accompagnés de l'enrobage dans du plâtre d'un territoire donné. On peut ainsi limiter, voire arrêter totalement, sa croissance par une contrainte mécanique. Toutes les opérations ont été effectuées soit avant le semis, soit au cours de la semaine suivante, généralement dans les deux ou trois premiers jours.

Enfin, dans quelques cas, nous avons utilisé des conditions de milieu différentes surtout en modifiant la température.

De nombreux contrôles anatomiques ont été réalisés au cours de ce travail.

Les divers résultats ont été enregistrés entre dix et trente cinq jours après le semis.

III.- RESULTATS EXPERIMENTAUX

Les différents résultats acquis permettent d'envisager successivement trois aspects de la morphogenèse de la jeune plante de Cacaoyer : l'allongement de l'hypocotyle-radicule (DYANAT-NEJAD, 1968, 1970 a et c), le développement des racines latérales, en particulier les problèmes relatifs d'une part, à leur initiation et à leur croissance (DYANAT-NEJAD, 1970 d ; DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 a), d'autre part, à l'acquisition de leur tropisme (DYANAT-

.../...

NEJAD, 1968, 1969, 1970 b et d ; DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 c) et la variation du nombre de faisceaux que présente d'une part, la portion postgerminative de la racine principale (DYANAT-NEJAD, 1968 ; DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 b) et d'autre part, les racines latérales (DYANAT-NEJAD, 1968, 1969 ; DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 b).

A.- ALLONGEMENT DE L'HYPOCOTYLE-RADICULE (DYANAT-NEJAD, 1970 a et c).

Grâce aux marques colorées, on peut suivre très précisément l'allongement des différents intervalles de l'hypocotyle-radicule.

Cet allongement est d'autant plus important et prolongé qu'on est plus près des cotylédons. Dans la radicule, où il est faible, il est essentiellement dû à l'élongation cellulaire. Dans la région hypocotylaire, ce phénomène est accompagné de divisions cellulaires de plus en plus nombreuses au fur et à mesure qu'on se rapproche des cotylédons.

D'une part, par l'étude comparative de la longueur verticale des cellules le jour du semis et à dix jours, d'autre part, grâce à l'introduction, le jour du semis, en position transversale rectiligne, des fils de nylon très fins au niveau des diverses marques colorées, nous avons pu montrer que l'allongement des tissus périphériques et internes n'est pas identique. En effet, les tissus médullaires s'allongent plus que les tissus corticaux et ces derniers plus que les cellules épidermiques.

Ainsi, des cellules situées à un même niveau horizontal au moment du semis, appartiennent (elles ou leur descendance directe) à des niveaux différents après allongement. Ce fait peut rendre difficiles les échanges de messages morphogénétiques dans la direction horizontale. Par contre, rien n'indique que les relations entre cellules d'une file verticale soient modifiées au cours de l'allonge-

ment. Nous avons, en effet, constaté que toutes les corrélations entre organes liés entre eux par l'hypocotyle-radicule, s'exercent par des trajets strictement verticaux qui sont vraisemblablement représentés par les tissus conducteurs. Il est bien évident que la polarité propre de l'hypocotyle-radicule peut expliquer l'existence d'échanges favorisés suivant cette direction. Mais il n'est pas exclu que les phénomènes mis en évidence favorisent le maintien de cette polarité ou accentuent son expression au cours des premiers stades du développement.

Certaines corrélations interviennent sur l'allongement de l'hypocotyle-radicule.

Dans la zone proche des cotylédons, celui-ci est favorisé par le méristème de la radicule au moment de la germination, mais, au cours des jours suivants (vers le quatrième ou cinquième jour), cette influence devient défavorable. Ces variations de taille résultent de modifications du nombre de mitoses dans la région sous-cotylédonaire.

La suppression de la moitié de la masse cotylédonaire défavorise l'allongement de l'hypocotyle-radicule, surtout si elle est pratiquée de manière asymétrique, et plus encore si cette suppression est accompagnée de l'amputation de l'épicotyle.

B - DEVELOPPEMENT DES RACINES LATÉRALES

Dans les conditions normales, chez la jeune plante de Cacaoyer, les racines latérales sont plagiotropes. Elles forment deux ensembles. Le premier est composé de racines précoces, formées en ordre serré et basipète sur la portion prégerminative de la racine principale. Le second est constitué par des racines plus tardives qui naissent en ordre épars et acropète sur la portion postgerminative de la racine principale.

Les racines latérales précoces s'individualisent deux à trois jours après le semis, à partir de bandes verticales de tissu péricyclique situées le long du protoxylème des faisceaux ligneux primaires. Ces derniers sont, le plus souvent, au nombre de 6, chacun des cotylédons recevant trois faisceaux. Il en résulte que les racines latérales précoces sont disposées suivant six séries verticales, chacune étant en relation avec un faisceau ligneux.

Elles font saillie à la surface de la racine prégerminative environ cinq jours après le semis. Dans des conditions favorables, leur nombre est pratiquement définitif au bout d'une semaine de culture.

Ces racines latérales précoces qui se forment à un moment prévisible, en nombre relativement stable et en un lieu bien défini (la portion prégerminative de la racine principale ou radicule, qui après allongement ne mesure que 9 ou 10mm) constituent un matériel particulièrement favorable à une étude expérimentale de leur initiation et de leur croissance d'une part, de l'acquisition de leur tropisme, d'autre part.

Dans la suite du texte, le terme précoce sera sous-entendu, mais il sera toujours question de racines latérales précoces.

1°) Initiation et croissance des racines latérales (DYANAT-NEJAD, 1970 d ; DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 a).

Outre l'influence de la température, nous avons mis en évidence diverses corrélations intervenant sur l'initiation et la croissance des racines latérales.

D'une manière générale, les facteurs favorables à l'initiation, le sont aussi à la croissance et vice versa.

Une température défavorable limite considérablement les deux phénomènes.

... \vvv

... \vvv

... \vvv

Les corrélations internes constituent un système antagoniste. Les cotylédons, et, à un moindre titre, l'épicotyle, ont une action favorable. Par contre, le méristème de la racine principale et ensuite, plus faiblement, les méristèmes des premières racines latérales formées ont un rôle défavorable.

Pour que le méristème de la racine principale puisse efficacement exercer ce rôle inhibiteur, il doit être parfaitement intégré et fonctionnel et présenter l'activité maximale que lui permettent les conditions de milieu.

Comme cela a déjà été souligné plus haut, ces diverses corrélations semblent s'exercer essentiellement par l'intermédiaire des tissus conducteurs.

Elles contribuent vraisemblablement à renforcer le gradient décroissant d'aptitude à la rhizogenèse que l'on observe depuis le sommet de la radicule jusqu'au sommet de l'hypocotyle.

2°) Déterminisme du polymorphisme radical (DYANAT-NEJAD, 1968, 1969, 1970 b ; DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 c).

Comme nous l'avons dit, la racine principale est orthotrope, les racines latérales plagiotropes et les radicules de 3ème ordre, agéotropes.

Nous avons tenté de préciser certains aspects du déterminisme de ce polymorphisme radical, surtout en ce qui concerne l'acquisition de la plagiotropie pour les racines latérales. Pendant les 7 à 8 jours qui suivent son individualisation, la racine latérale ne poursuit sa croissance sur le mode plagiotrope que si la racine principale orthotrope est conservée. Sinon, elle devient elle-même orthotrope ou oblique. Au delà de cette période, la plagiotropie de la racine latérale persiste même si l'on supprime la racine principale. A partir



de ce moment, la différenciation plagiotrope paraît donc automaintenue. Nous verrons plus loin qu'il convient de faire des réserves à ce propos.

Dans les conditions normales, d'autres caractères que le tropisme permettent de distinguer la racine principale des racines latérales. Ces dernières sont, en effet, plus grêles, et elles ont une croissance moins rapide et un nombre de faisceaux ligneux (généralement 4 au lieu de 6 ou plus) plus faible que la racine principale.

Ces caractères accompagnent ordinairement la plagiotropie et nécessitent aussi, pour devenir plus ou moins automaintenus, la présence de la racine principale orthotrope. Mais leur indépendance vis-à-vis de cette dernière est acquise plus tôt que ne l'est celle de la plagiotropie.

Ceci montre que, si divers caractères morphologiques ou anatomiques sont habituellement associés au tropisme, les mécanismes génétiques qui contrôlent leur expression sont différents, puisqu'ils peuvent être dissociés expérimentalement.

Comme nous l'avons dit, lorsqu'on supprime la racine principale avant que la plagiotropie des racines latérales ne soit automaintenue (pendant les 7 à 8 jours qui suivent leur individualisation), leurs ébauches les plus proches du point d'amputation se mettent à pousser verticalement et constituent un système orthotrope de relais ordinairement composé de six éléments. Les racines latérales insérées immédiatement au-dessus commencent aussi à se recourber verticalement vers le bas, mais le système orthotrope de relais, devenant rapidement fonctionnel, arrête ce redressement. Ces racines poussent donc, finalement, dans une direction oblique. Les autres racines latérales précoces, les plus éloignées de l'amputation, sont très rapidement soumises au relais orthotrope et continuent à croître de manière plagiotrope.

Ainsi, lorsque les relations histologiques nécessaires existent, toute racine orthotrope, qu'elle soit principale ou latérale, est capable de provoquer la plagiotropie de racines latérales.

L'étude du mode d'action de la racine orthotrope et de la sensibilité des racines latérales à cette action a aussi été abordée (DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 c).

Comme nous l'avons dit plus haut, la racine orthotrope inhibe la croissance des racines latérales. On pouvait donc se demander si cette inhibition provoquait en outre leur plagiotropie. Il n'en est rien. En effet, des inhibitions mécaniques ou physiologiques ne déterminent pas, à elles seules, la plagiotropie des racines latérales et ne peuvent remplacer la racine principale qui a donc un rôle spécifique.

Différentes expériences, faisant intervenir diverses combinaisons entre amputation et enrobage dans le plâtre du sommet de la racine principale, semblent montrer que cette dernière produit, au niveau du méristème radical orthotrope, un ou des facteurs plagiotropisants en quantité proportionnelle à son activité de croissance.

Les racines latérales y sont sensibles même si leur activité de croissance est faible ou nulle. Dans ces conditions, il leur faut, en effet, toujours une quantité minimale du ou des facteurs pour provoquer leur plagiotropie. Lorsque leur activité augmente, leur exigence croît en fonction de leur vitesse de croissance.

Il ressort de ces données que le contrôle de la racine principale s'exerce efficacement lorsqu'il produit le ou les facteurs plagiotropisants en quantité plus importante que n'en exigent les racines latérales. Cet équilibre est rompu lorsque la plante, à cause des conditions de milieu (facteur thermique par exemple) à une croissance très lente ou, au contraire, très rapide. Dans ces cas,

les exigences des racines latérales ne sont plus satisfaites par ce que produit la racine principale.

On doit noter que les facteurs externes (température) ou internes (influence des cotylédons) qui peuvent agir sur la vitesse de croissance interviennent secondairement sur le phénomène de plagiotropisation en perturbant l'équilibre dont il vient d'être question.

Par l'introduction transversale de fils de nylon très fins dans la portion prégerminative de la racine principale où se forment les racines latérales précoces, nous avons pu montrer que ce ou ces facteurs plagiotropisants circulent essentiellement par les jeunes faisceaux ligneux avec lesquels elles sont en rapport.

Il est intéressant de souligner que le caractère agéotrope des racines de 3ème ordre semble résulter d'une action comparable du méristème radical plagiotrope, à leur niveau. Si les ébauches de ces racines sont soumises à l'influence d'un méristème orthotrope, elles deviennent plagiotropes.

Nous avons déjà signalé qu'il fallait émettre certaines réserves sur le degré de stabilité du fonctionnement plagiotrope des racines latérales (DYANAT-NEJAD, 1970 b).

En effet, si on les recourbe verticalement vers le bas une dizaine de jours après leur individualisation, près de la moitié d'entre elles, au lieu de revenir à leur tropisme initial, continuent à croître suivant la nouvelle direction. Pourtant, à ce stade, leur plagiotropie est indépendante de la racine principale. Des résultats comparables peuvent être obtenus avec des racines latérales orthotropes ou obliques, jamais avec la racine principale.

Ces différentes données, ainsi que celles fournies par l'analyse détaillée du tropisme des racines néoformées sur des sections pratiquées aux différents niveaux du système radical, amènent

à envisager la différenciation plagiotope comme un caractère quantitatif dont tous les degrés ne s'expriment pas nécessairement au niveau morphologique dans les conditions normales.

Il semble, par ailleurs, que le caractère qui s'exprime phénotypiquement par la plagiotropie, laisse une marque plus ou moins profonde au niveau des cellules qui ont fonctionné dans ce sens, ce qui n'est pas le cas de celles qui ont fonctionné de manière orthotrope. C'est ce que montre l'étude du tropisme des racines néoformées à partir du péricycle sur la section des divers types de racines amputées. En effet, le méristème orthotrope met en place un péricycle qui ne conserve pas le caractère orthotrope. Par contre, si une racine latérale a fonctionné sur le mode plagiotope, même pendant un temps très limité, son péricycle en garde des traces.

Outre son caractère théorique, cette étude du déterminisme du tropisme peut avoir des implications pratiques (DYANAT-NEJAD, 1970 d). En effet, le Cacaoyer, plante dont l'intérêt agronomique est bien connu, a un enracinement largement tributaire du tropisme des racines. Il n'est pas exclu, par exemple, que nos expériences, modifiant l'architecture radicale de la jeune plante, puissent être à la base d'une méthode d'amélioration de l'enracinement du Cacaoyer (voire d'autres plantes). Des essais dans ce sens sont en cours à la station de Nkoémvone au Cameroun.

C.- VARIATION DU NOMBRE DE FAISCEAUX DANS LA RACINE PRINCIPALE (DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 b) ET LES RACINES LATÉRALES (DYANAT-NEJAD, 1968, 1969 ; DYANAT-NEJAD et NEVILLE, 1970 b).

Les nombreuses analyses anatomiques que nous avons réalisées nous ont permis de constater que le nombre de faisceaux dans la racine principale et dans les racines latérales n'est pas aussi stable que

l'indiquent BROOKS et GUARD (1952). Pour eux, la racine principale est hexarche, les racines latérales tétrarches. En réalité, la situation est moins simple. Si les racines latérales ont bien le plus souvent 4 faisceaux, les structures triarches ou pentarches, même hexarches, ne sont pas rares. Le nombre moyen de faisceaux dans les six premières racines précoces (premier cycle) qui apparaissent vers le sommet de la radicule, est normalement légèrement supérieur à 4 ; ce nombre est voisin de 4 pour les 2ème et 3ème cycles et, au fur et à mesure qu'on s'éloigne du sommet de la radicule, ce nombre diminue progressivement. Les racines latérales tardives qui se forment les premières ont aussi un nombre moyen de faisceaux un peu supérieur à 4, mais pour les autres racines ce nombre diminue progressivement au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la base de la racine post-germinative. En résumé, les racines latérales qui se forment les premières ont un nombre de faisceaux plus important que celles qui se forment après. Ce phénomène est probablement, sous la dépendance d'une influence cotylédonaire.

On peut modifier expérimentalement ce nombre en provoquant le développement orthotrope ou oblique des racines latérales (DYANIT-NEJAD, 1969).

Quant à la racine principale, elle présente à un niveau déterminé une spectaculaire variation du nombre des faisceaux. Il nous a paru intéressant d'analyser d'une manière détaillée ce phénomène qui peut nous éclairer sur certains aspects du déterminisme du plan d'organisation vasculaire.

Chez la jeune plante de Cacaoyer, on observe cette variation dans la partie post-germinative de la racine principale. Bien que le diamètre du cylindre central diminue rapidement depuis la germination, le nombre de faisceaux, initialement de 6 (plus rarement 5, 7, 8 ou 9) commence à augmenter rapidement à partir du premier centimètre de

sa base, passe par un maximum (vers le 3ème centimètre) qui peut atteindre 14 faisceaux, puis diminue lentement entre le 4ème et 15ème centimètre pour revenir à sa valeur initiale de 6 faisceaux.

L'augmentation du nombre de faisceaux résulte de dédoublements ou de néoformations, la diminution est la conséquence de fusions ou de disparitions de faisceaux.

Par une analyse à différents niveaux, on peut généralement distinguer assez facilement les faisceaux supplémentaires des faisceaux préexistants. Cela est vrai même lorsqu'ils résultent d'un dédoublement car, dans ce cas, l'un des faisceaux, le plus important, continue à occuper la position normale alors que l'autre, le plus réduit, se détache du premier. Pour ces raisons, nous considérons le second comme le faisceau supplémentaire. En outre, au niveau où ils apparaissent et où ils disparaissent, ces faisceaux supplémentaires ne sont généralement constitués que de métaxylème.

Le nombre maximal de faisceaux atteint lors de la variation est plus souvent pair qu'impair. Ceci est peut-être à rapprocher du fait qu'en dehors de cette zone de variation, les nombres de faisceaux les plus fréquemment observés sont pairs (4 ou 6).

Le phénomène d'augmentation du nombre de faisceaux, sensible à la température, est sous la dépendance d'une influence cotylédonaire; la diminution se produit en même temps que cette influence cesse. L'influence cotylédonaire s'exerce, vraisemblablement par l'intermédiaire des tissus conducteurs existants qui paraissent jouer un rôle régulateur dans le phénomène.

Le méristème radical principal ne semble pas avoir d'autre rôle que d'exprimer l'influence cotylédonaire après qu'elle ait été "modulée" par les tissus conducteurs.

Le diamètre du cylindre central de la racine joue un rôle déterminant sur le nombre de faisceaux seulement lorsque les facteurs

qui agissent sur le même phénomène au niveau du méristème radical, sont stables. Lors de l'augmentation du nombre de faisceaux, l'importante variation naturelle de l'influence cotylédonaire au cours des premiers jours du développement masque presque complètement, voire même contrarie la corrélation "taille - structure" définie par WARDLAW (1928-1965) et TORREY (1955).

D.- CONCLUSIONS

Les diverses études dont il vient d'être question nous ont permis de préciser certains aspects de l'organisation de l'hypocotyle et de l'appareil radical de la jeune plante de Cacaoyer. L'analyse du déterminisme de cette organisation nous a permis de mettre en évidence qu'elle dépendait, dans une large mesure, de multiples corrélations qui règlent la morphogenèse et l'histogenèse des divers organes.

Au cours des premiers stades du développement de la plante, les organes qui exercent sur les autres les influences les plus importantes sont les cotylédons et la racine principale, dont les rôles sont souvent antagonistes.

L'architecture définitive de l'appareil souterrain est préfigurée dès les 15 premiers jours qui suivent la germination. C'est pourquoi les cotylédons, malgré leur présence éphémère, jouent un grand rôle sur les premiers stades du développement du système radical.

C'est cependant le méristème de la racine principale, à croissance théoriquement indéfinie, qui a le rôle déterminant le plus durable, car il continue à orienter la morphogenèse des structures mises en place après la disparition des cotylédons.

Certains des mécanismes corrélatifs mis en évidence ont un caractère quantitatif. Il s'agit, en particulier, du rôle plagiotropisant du méristème radical orthotrope sur les racines latérales. Il

est remarquable que la différenciation plagiotrope des rameaux de certains végétaux (Phyllanthus) puisse présenter des modalités comparables, BANCILHON (1965-1969).

De telles analyses doivent permettre de mieux comprendre comment s'opère la différenciation d'un organe s'exprimant, après un certain temps, par un type de fonctionnement automaintenu de son méristème.

Nous n'avons, à aucun moment dans cette étude, tenté d'identifier les facteurs qui assurent les corrélations entre organes. Mais sur certains points, l'analyse des mécanismes nous paraît suffisamment avancée (déterminisme de la plagiotropie par exemple) pour que l'on puisse envisager de la poursuivre au niveau biochimique.

Il nous semble que cette perspective doit avoir sa meilleure chance de réussite au sein d'une équipe pluridisciplinaire de biologistes. Nous osons espérer que notre travail pourra servir de base à une telle entreprise.

BIBLIOGRAPHIE

- BANCILHON (L.), 1965.- Sur la mise en évidence d'un rôle "organisateur" du méristème apical de l'axe orthotrope de Phyllanthus. C.R.A.S., 260, 5327-5329.
- 1969.- Etude expérimentale de la morphogenèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de Phyllanthus (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. Ann. Sci. Nat. Bot., 12ème série, 10, 127-224.
- BRACHET (J.) et LANG (A.), 1965.- The role of the nucleus and the nucleocytoplasmic interactions in morphogenesis. Encyclopedia of plant physiol. vol. 15, 1ère partie, 1-35, Ed. Springer Verlag, Berlin.
- BRAUDEAU (J.), 1969.- Le Cacaoyer. Maisonneuve et Larose, Paris.
- CHAMPAGNAT (P.) et THEALLIER (A.), 1954.- Remarques sur le déterminisme de la ramification des racines principales de plantules de Dicotylédones. VIIIème Congrès intertl. Bot., Paris, Sect. 11, 121.
- CHARRIER (A.), 1969.- Contribution à l'étude de la morphogenèse et de la multiplication végétative du Cacaoyer (Theobroma cacao L.). Café, Cacao, Thé (Paris), 13, 97-115.
- DYANAT-NEJAD (H.), 1968.- Etude expérimentale du polymorphisme de la jeune plante de Cacaoyer. Thèse de 3ème Cycle, Orsay.
- 1969.- Contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez Theobroma cacao L. - Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires (sous presse).
- 1970 a.- Etude de l'allongement de l'hypocotyle-radicule chez Theobroma cacao L. - C.R.A.S., Paris, 270, 774-777.
- 1970 b.- Nombre et tropisme des racines néoformées expérimentalement dans l'appareil souterrain du Cacaoyer (Theobroma cacao L.) Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires (sous presse).
- 1970 c.- Corrélations contrôlant l'allongement de l'hypocotyle-radicule chez Theobroma cacao L. (à paraître).
- 1970 d.- Perspectives d'amélioration du Cacaoyer par modification de son appareil souterrain. (à paraître).
- DYANAT-NEJAD (H.) et NEVILLE (P.), 1970 a.- Etude expérimentale de l'initiation et de la croissance des racines latérales précoces du Cacaoyer (Theobroma cacao L.) (à paraître).
- 1970 b.- Variation du nombre de faisceaux dans la racine principale du Cacaoyer (Theobroma cacao L.) (à paraître).
- 1970 c.- Etude sur le mode d'action du méristème radical orthotrope dans le contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez Theobroma cacao L. (à paraître).

- LARSEN (P.), 1962.- Orthogeotropism in roots. Encyclopedia of plant physiol. vol. 17, 2ème partie, 153-199, Ed. Ruhland, Berlin.
- NEVILLE (P.), 1964.- Corrélation morphogène entre les différentes parties de la feuille de Gleditsia triacanthos L. . Ann. Sci. nat. Bot., 12ème série., 5, 785-798.
- NOZIERAN (R.), 1968.- Intérêt de la connaissance de la morphogenèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. Rev. Hort. Suisse, 41, 247-258.
- NOZIERAN (R.), BANCINNON (L.) et NEVILLE (P.), 1970.- Intervention de corrélations internes dans la morphogenèse des végétaux supérieurs. Advances in Morphogenesis (sous presse).
- RUFELT (H.), 1962.- Plagiogeotropism in roots.- Encyclopedia of plant physiol., vol. 17, 2ème partie, 322-343, Ed. Ruhland, Berlin.
- TORREY (J.G.), 1955.- On the determination of vascular pattern during tissue differentiation in excised pea roots. Amer. J. Bot., 42, 183-198.
- WARDLAW (C.W.), 1928.- Size in relation to internal morphology. 3. The vascular system of roots. Phil. Trans. Roy. Soc. Edimb., 56, 19-55.
- 1965.- Organization and evolution in plants. Longmans, London.
-

Orsay

Série A, N°

N° D'ordre :

696

CORRELATIONS INTERVENANT DANS LA MORPHOGENESE DE
L'APPAREIL SOUTERRAIN DU CACAOYER (THEOBROMA CACAO L.)

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie la Thèse de Doctorat ès-Sciences Naturelles
enregistrée au C.N.R.S. sous le numéro :

A.O.4739

DYANAT-NEJAD Hassan

soutenue le 25 septembre 1970 à la Faculté des Sciences d'Orsay

devant le Jury

M M. NOZERAN

Président

CHAMPAGNAT)

LIORET) Examineurs

NEVILLE)

